

### 13. C. Steinbrinck: Ist die Cohäsion des schwindenden Füllwassers der dynamischen Zellen die Ursache der Schrumpfbewegungen von Antherenklappen, Sporangien und Moosblättern?

(Vorläufige Mittheilung.)

Eingegangen am 22. April 1898.

In zwei kurzen Abhandlungen: „Zur Biologie und Physiologie der Zellmembran“ (Bot. Centralbl. 1897, Bd. LXXII, S. 49 und 58) und „Oberflächenspannung und Kohäsion“ (Bot. Centralbl. 1898, Bd. LXXIII, S. 369, 417 und 465) hat sich KAMERLING unter Anderem auch mit den bisher meist als Luftblasen gedeuteten Räumen beschäftigt, die in safterfüllten Pflanzenzellen auftreten, wenn das Füllwasser derselben in Folge von Verdunstung theilweise oder fast gänzlich geschwunden ist. Die Ränder dieser Räume heben sich von der Umgebung bekanntlich dadurch ab, dass sie im durchfallenden Lichte dunkel, im reflectirten hellglänzend erscheinen. KAMERLING hat nun auf die Thatsache hingewiesen, dass sich diese Blasenräume in verschiedenen Zellen ganz ungleich verhalten. Während es z. B. bei trockenen Pflanzenhaaren, die in Wasser eingelegt sind, tagelang (bei Schnitten von Flaschenkork nach KAMERLING sogar wochenlang) dauern kann, bis die Blasen im Zellinnern durch Flüssigkeit ersetzt sind, verschwinden die dunklen Räume in den Zellen der Moosblätter bei Wasserzusatz fast momentan; in den Spiralzellen der Sporenbekälter von Equisetum, im Ring der Farnkapseln, sowie in den fibrösen Elementen der Antheren sieht man die Blasen volumina bei Wasserzutritt mit zunehmender Geschwindigkeit abnehmen und im Laufe von Minuten schwinden. Nur im ersteren Falle hält KAMERLING die Blasen für luftgefüllte Räume; im letzteren (wohin nach seinen Angaben auch die Kapseln und Elateren der Lebermoose gehören) fasst er sie als luftleer oder höchst luftverdünnt und eventuell Wasserdampf haltend auf; er erachtet die Wände der sie umschliessenden Zellen somit im trockenen Zustand für luftundurchlässig. Aus den bisherigen Mittheilungen des genannten Forschers ist nicht ersichtlich, in wie weit er diese Ansicht durch Experimente zu stützen vermag. Dieselbe ist ohne Zweifel sehr einleuchtend und würde z. B. die bisher räthselhafte Erscheinung sofort klarlegen, dass die Blasen gemäss Versuchen von PRANTL<sup>1)</sup> und SCHRODT<sup>2)</sup> in Farnannulus-Zellen, die

1) Ber. der Deutsch. Bot. Ges. 1886, Bd. IV, S. 42 und 44.

2) Flora, 1887, Nr. 12 und 13.

durch Glycerin zum Schnellen veranlasst werden, selbst dann auftreten, wenn das Glycerin, in welchem die Farnringe eingebettet liegen, ebenso wie das Wasser, durch das ihre Trockenform in die ursprüngliche zurückgeführt war, luftfrei gekocht worden war. Jedoch möchte ich daran erinnern, dass PRANTL mit Bestimmtheit behauptete, die fraglichen Blasen der Farnkapsel seien luftgefüllt, denn er habe sich an zerdrückten oder mit der Nadel verletzten Annuli wiederholt überzeugt, dass auch die Blasen der verletzten Zellen innerhalb der umgebenden Flüssigkeit bestehen geblieben wären, während sie sofort hätten verschwinden müssen, wenn sie luftleer gewesen wären. Jedoch diesen Hinweis nur vorübergehend<sup>1)</sup>.

Ein anderer Punkt der Darlegungen KAMERLING's ist es, den ich in den folgenden Zeilen besprechen möchte, weil er Gegenstände einer meiner früheren Mittheilungen<sup>2)</sup> betrifft. KAMERLING behauptet nämlich, dass auch die Volumverringerungen und Krümmungen, welche an den Organen der zuletzt genannten Kategorie beim Wasserverlust bemerkbar sind, in anderer Weise zu Stande kommen, als es bisher dargestellt worden ist. Dieselben sollen nämlich nicht auf Membranschumpfung beruhen, sondern, entsprechend meiner Auffassung über die erste Auswärtskrümmung des Farnkapselrings bei Wasserentziehung<sup>3)</sup>, durch den Zug des Füllwassers der activen Zellen bei der Abnahme desselben durch Verdunstung bewirkt werden. Durch diesen Zug würden, wie bei den Annuluszellen der Farnkapsel, die dünneren Partien der Zellmembran gefaltet und eingestülpt, und die dickeren an einander gepresst. — Ich hatte dagegen bei Antheren, Schachtelhalm- und Lebermoosporangien den Sitz der pressenden Kraft in den Membranen selbst gesucht und die starken Faltungen und Deformationen ihrer Zellen auf die Lage der Schrumpfungssachsen ihrer Wandungen und auf die ausnehmende Quellbarkeit der radial gerichteten Wände zurückgeführt. Da ich zur Zeit mit der Untersuchung der besonderen Anpassungen des Antherenbaues an die specifischen Bestäubungsverhältnisse beschäftigt bin, KAMERLING aber auf die Begründung seiner Theorie im Einzelnen nicht eingegangen ist, so konnte ich es nicht unterlassen, mich über die Stichhaltigkeit seiner Ansicht selbst zu orientiren. Meine einschlägigen Beobachtungen sind noch nicht abgeschlossen, sie genügen aber, um den Schluss zu gestatten, dass die Auffassung KAMERLING's über die erwähnten hygroskopischen Mechanismen sehr wahrscheinlich richtig und meine frühere Darstellung in

1) Wahrscheinlich war PRANTL's Untersuchungsmaterial nicht mehr frisch, sondern, wie leider auch das für meine vorliegende Mittheilung benutzte, seit längerer Zeit abgestorben.

2) Ber. der Deutsch. Bot. Ges. 1895, Bd. XIII, S. 55 und Botanisch Jaarboek der Dodonaea, Gent 1896, S. 223.

3) Ber. der Deutsch. Bot. Ges. 1897, Bd. XV, S. 86.

diesem Sinne zu corrigiren ist. Es handelt sich bei der Klarstellung dieser Mechanismen offenbar hauptsächlich um die Entscheidung zweier Fragen.

1. Sind die Wandungen, denen man bei der „Membranschrumpfhypothese“ den Pressungszug zuschreiben muss, in den ausgetrockneten Organen thatsächlich, wie in den imbibirten, straff gespannt, aber verkürzt, bezw. nur mässig und theilweise gefaltet (so dass man diese Ausweichungen etwa den unregelmässigen Widerständen der verbogenen Fasern und der Einwirkung der Nachbarzellen zur Last legen darf), oder zeigen ihre dünnen Partien, wie es die „Cohäsionshypothese“ verlangt, überall stark eingestülpte Quetschfalten zwischen den zusammengepressten Verdickungsfasern?

2. Treten die Blasenräume, die in jeder Zelle meist ganz plötzlich entstehen und sich ungemein rasch über ihren ganzen Innenraum ausdehnen, schon vor der Contraction dieser Zellen oder erst nach derselben auf? Im letzteren Falle bleibt die Zelle während der Contraction wassergefüllt; unter solchen Umständen muss also angenommen werden, dass auch ihre Membran noch wasserdurchtränkt und bei der Volumverringerng nicht wesentlich betheiliggt ist; im ersteren Falle ist diese Betheiligung nicht ausgeschlossen.

Zur Beantwortung der Frage 1) habe ich tangentiale Längsschnitte von Antherenklappen und Querschnitte von Moosblättern untersucht; für die Frage 2) Querschnitte von Antheren, Flächenansichten von Moosblättern und von der fibrösen Schicht des Schachtelhalmsporangiums, sowie endlich durch Maceration isolirte Faserzellen und Zellgruppen dieser Sporangien und einiger Antheren herangezogen.

Die Resultate seien im folgenden mitgetheilt:

1a) Beobachtungen an tangentialen Längsschnitten geschrumpfter Antherenklappen. Die mikroskopische Untersuchung ergab bisher kein klares Resultat. Bei schwächer geschrumpften Antheren der Tulpe erwiesen sich die durchschnittenen Radialwände zum Theil als straff, zum Theil als mässig verbogen, letzteres besonders in der Nähe der Aussenepidermis. Es blieb aber unsicher, in wie weit diese Faltungen in den bei Frage 1) erwähnten Grenzen blieben, bezw. auf Rechnung der äusseren verbogenen und in die Radialrichtung gepressten Tangentialwand der Faserzellen zu setzen waren. Bei sehr stark ausgetrockneten Antheren von *Tulipa*, *Crocus*, *Lilium* und *Gladiolus* war es mir trotz Anwendung der  $\frac{1}{12}$ -Oelimmersion von LEITZ wegen der geringen Lichtbrechung der zarten Wandpartien nicht möglich, zwischen den Köpfen der durchschnittenen enggepressten Fasern die Durchschnitte etwaiger Quetschfalten mit Sicherheit wahrzunehmen. Da mir demnächst ein gutes Mikrotom zur Verfügung steht, hoffe ich bald in dieser Beziehung besser in's Klare zu kommen. Auffällig war immerhin, dass sich die Lumina der Zellen auf diesen

Tangentialschnitten bei Wasserzusatz nicht erheblich erweiterten, wie es zu erwarten gewesen wäre, wenn die „Membranschrumpfungshypothese“ zu Recht bestände.

1b) Querschnitte des trockenen Laubmoosblattes von *Rhynchostegium murale*. Dieses Blatt ist (beispielsweise im Gegensatz zu *Polytrichum*) einschichtig; beim Wasserverlust faltet es sich derart, dass seine Oberseite stark concav wird. Die Lumina der prosenchymatischen Zellen werden dabei in der Flächenansicht erheblich schmaler und zum Theil fast linienförmig; die Zuspitzung ihrer Enden gestaltet sich merklich schärfer. Sollte die Verschmälerung und Aufwärtskrümmung auf Membranschrumpfung beruhen, so müsste diese vornehmlich in der oberen Tangentialwand eintreten. Diese müsste den bei der Concavkrümmung wirksamen Zug ausüben, somit an trockenen Blättern vermuthlich straff gespannt sein. Das mikroskopische Bild zeigt aber sowohl die obere, als die untere Tangential- (Aussen)-Wand der meisten Zellen eingestülpt, was für die „Cohäsionshypothese“ spricht. Diese würde allerdings für sich allein noch nicht erklären, warum die besagte Krümmung des Blattes eintritt, denn erhebliche Dickenunterschiede habe ich an den äusseren und inneren Tangentialwänden der Blattzellen nicht entdecken können.

2a) Querschnitte von Tulpenantheren. — Querschnitte eines aufgesprungenen Staubbeutels der Gartentulpe, welcher seit etwa einem Jahre in absolutem Alkohol gelegen hatte, erwiesen sich, wenn sie einige Zelllagen dick und, um die Deformation der geschrumpften Klappen zu vermeiden, aus freier Hand (ohne Kork- oder Hollundermarkhülle) geschnitten waren, hygroskopisch sehr empfindlich. In Wasser gebracht krümmten sie sich augenblicklich unter starker Schwellung der Zellen in die Form der geschlossenen Antheren zurück. Beim Wasserverlust nahmen sie, oder wenigstens mehrere ihrer vier Klappenarme, die Auswärtskrümmung der Trockenform prompt wieder an. Wurde dieser letzterwähnte Vorgang unter dem Mikroskop verfolgt, so sah man die Blasenräume in den oberflächlich gelegenen Zellen auftreten, ohne dass eine derselben oder der ganze Querschnitt sich rührte. Sogar nachdem der ganze Querschnitt im durchfallenden Lichte „schwarz“ geworden war, blieb er längere Zeit, etwa eine halbe Minute lang, noch bewegungslos, so dass ich mich wiederholt veranlasst sah, mich durch Anstossen oder Umlegen desselben mit der Nadel zu vergewissern, dass er nicht am Objectträger festklebte. Nun erst begann die Auswärtsbewegung der Klappenarme, und sie setzte sich langsam fort bis zur Wiederherstellung der Trockenkrümmung mit ihrer bekannten Faltung der Epidermis und der starken Deformation der Faserzellen selbst. Diese oftmals wiederholte Beobachtung schien entschieden für die Hypothese der Membranschrumpfung zu sprechen. Jedoch war es nicht ausgeschlossen, dass die nicht sichtbaren mittleren

Zellen der Schnitte während der Vollziehung der Krümmung der Klappenarme noch wassergefüllt waren; namentlich, da an dünnen Schnitten die Contraction und die Krümmung ganz ausblieb.

2b) Flächenansichten von einschichtigen Moosblättern und Faserzelllagen des *Equisetum*-Sporangiums. — Um die angedeuteten Bedenken hinsichtlich des eben erwähnten Untersuchungsobjectes zu vermeiden, wurden nunmehr imbibirte Blätter oder Blattstücke von *Rhynchosyrium murale* oder Abschnitte der ebenfalls einschichtigen Lage von Spiralfaserzellen der Sporangienwand von *Equisetum arvense* bei der Verdunstung des Wassers betrachtet. Weil hierbei in grösseren Zellaggregaten die Blasenräume der Einzelzellen nicht gleichzeitig auftraten und somit die Möglichkeit vorlag, dass die Volumverringering der blasenhaltigen Zellen mittelbar durch die starke Contraction der noch wassergefüllten Zellen herbeigeführt sein konnte und umgekehrt, so wurden immer kleinere Gewebsstücke untersucht. Nichts desto weniger waren die Resultate nicht übereinstimmend. In einzelnen Fällen wurde zweifellos constatirt, dass die Blasenräume in den Gewebsstücken eher auftraten, als die Contraction ihrer Zellen begann. In anderen Fällen wurde aber das Gegentheil beobachtet. Gegen die „Membranschrumpfungshypothese“ sprach zudem bei den Moosblättern stets der Umstand, dass nur diejenigen Zellen einer erheblichen Contraction unterlagen, welche nicht verletzt (angeschnitten) waren. Blattstücke mit angeschnittenen Zellen an den Rändern und unverletzten im mittleren Theil wiesen daher nach der Austrocknung stets eine Einschnürung in der Mitte auf, etwa wie sie der Längsschnitt einer biconcaven Linse darbietet.

2c) Entscheidende Beobachtungen an isolirten Faserzellen. — Nach meinen früheren Erfahrungen ist das Studium des Verhaltens von Faserzellen, die durch gelinde Maceration mit Salpetersäure oder mit dieser Säure und Kaliumchlorat isolirt sind, bei der Austrocknung meist unerquicklich, weil sie gewöhnlich am Objectträger anhaften, und, wenn man sie durch Anstossen mit der Nadel daran zu hindern sucht, leicht aus dem Gesichtsfeld entfernt werden. Zur Entscheidung unserer Frage eignen sich daher vorzugsweise möglichst grosse Zellen, an denen zudem das Auftreten der Blasenräume leicht zu constatiren ist. Ein passendes Object bieten die Spiralfaserzellen der Sporensäcke von *Equisetum arvense*, die schon dadurch vor dem Anhaften an der Unterlage mehr geschützt sind, weil sie in Folge ihres Baues oft einer Torsion unterliegen, die sie von der Unterlage abhebt. An einigen Exemplaren dieser Spiralfaserzellen trat auch hier die Contraction unzweifelhaft erst ein, nachdem sich die Blasenräume in ihnen gebildet hatten. Diese trockenen Zellen waren hygroskopisch so empfindlich, dass sie sich unter dem Athemhauche des Beobachters sichtlich verlängerten, indem die Blasen ihres Hohlraumes sich dabei

gleichzeitig verkleinerten oder bei kräftigem Anhauchen ganz verschwanden, um darauf sofort unter Verkürzung der Membran zu ihrer vorigen Ausdehnung zurückzukehren.

Die Contraction dieser Zellen war jedoch nicht erheblich, sie beschränkte sich beispielsweise bei einer Zelle, die im wassergesättigten Zustande die Länge von 26 Theilen des Ocularmikrometers besass, auf 4 dieser Theile, die einer anderen von 20 Theilen Länge auf 5 Theile. Diese Zahlen geben uns einen ungefähren Anhalt für das Maass der Membranschrumpfung der Spiralzellen.

Ganz verschieden davon verhielten sich nun aber zahlreiche andere Zellen. Sie begannen ihre Contraction, während ihr Hohlraum noch völlig wassergefüllt war, der Blasenraum trat in ihnen erst nach vollendeter Verkürzung auf. Eine solche Zelle ging z. B. von der Länge von 23 Mikrometertheilen aus im Laufe von Minuten ganz allmählich auf 8 dieser Theile zurück. Erst jetzt stellte sich in dem Füllwasser der Riss, d. h. der Blasenraum ein. Während der Verkürzung traten die Spiralfasern rippenartig hervor, die dünneren Membranpartien blieben buchtig zwischen diesen zurück. Zuletzt waren die Faserrippen so eng gepresst, dass von den dünneren Wandtheilen äusserlich nichts mehr zu sehen war. Bei nachfolgendem Wasserzusatz verschwand der Blasenraum in ihrem Inneren, (denn die Zellen wurden im durchfallenden Lichte wieder hell); aber die Dimensionen dieser Zelle änderten sich bei der Imbibition nicht mehr. Selbst nach viertelstündigem Verweilen im Wasser war die Länge der oben besprochenen Zelle von der ursprünglichen Länge 23 genau auf 8 stehen geblieben.

Da es unbequem ist, bei Einzelzellen das Verdunsten des Wassers unter gewöhnlichen Umständen abzuwarten, habe ich es empfehlenswerth gefunden, eine grössere Zahl derselben in einem Wassertropfen zu vertheilen, den Objectträger auf der Platte des geheizten Zimmerofens zu erwärmen und dann unter dem Mikroskop vom Rande des Tropfens her die Beobachtung zu beginnen. Es bieten sich in dieser Weise zahlreiche austrocknende Zellen in rascher Folge dem Auge dar. Die vielen in letzterwähnter Weise contrahirten Spiralzellen sind in Folge ihrer ausnehmenden Contraction nachher als solche kaum wieder zu erkennen, während diejenigen, in denen der Riss des Wassers zu früh eintrat, oder die, welche am Objectträger anklebten, ihre ursprüngliche Gestalt auch trocken gut bewahrt haben.

Das fibröse Gewebe der *Crocus*-Antheren besteht ebenfalls aus Spiralzellen. Das Ergebniss ihrer Beobachtung war vielleicht noch überzeugender als das der geschilderten *Equisetum*-Elemente. Erst am Schlusse der Contraction trat in die zufällig verletzten Zellen grösserer Zellaggregate Luft ein, und in den unverletzten der dunkle Raum auf.

Da die Untersuchung unter 2a) ein unsicheres Resultat geliefert hatte, so wurden endlich auch isolirte Griffzellen der Tulpenanthere in Betracht gezogen. Sie litten weit häufiger als die vorigen Einzelzellen an dem lästigen Ankleben an der Unterlage. Wenn dies aber vermieden wurde, so war auch an ihnen das Eintreten der Contraction und charakteristischen Deformation vor dem Erscheinen der Blasenräume mit Sicherheit oft zu constatiren.

Somit darf wohl die Ansicht KAMERLING's hinsichtlich der hygroskopischen Mechanismen der Antheren und der Sporangien von Schachtelhalmen und Lebermoosen mindestens als ebenso berechtigt, wenn nicht als wahrscheinlicher, erachtet werden, als die, welche die Membranschrumpfung heranzieht. — Ich denke die begonnene Untersuchung in diesem Jahre fortzusetzen.

---

#### Nachschrift.

Eingegangen am 24. April.

Bereits heute ist es mir gelungen, an Mikrotomschnitten der unter 1a) (Seite 99) bezeichneten Art auch bei stark geschrumpften Antheren von *Lilium* und *Gladiolus* in ihren Griff- bzw. U-Zellen zwischen den eng an einander gepressten Verdickungsfasern die eingestülpten Schleifen der dünnen Wandpartien aufzufinden, die bisher der Wahrnehmung entgangen waren. Damit ist nun die Ansicht, dass die Pressung dieser Zellen von der Schrumpfung ihrer Membranen herührt, ganz unhaltbar geworden, und ich muss KAMERLING darin beipflichten, dass die Contraction jener Faserzellen in den Antheren sowohl, wie auch in den Sporangien der Schachtelhalme und Lebermoose, durch die Cohäsion ihres verdunstenden flüssigen Inhaltes bewirkt wird. Auch darin muss ich KAMERLING zustimmen, dass nach diesem Ergebniss meine frühere Kritik der BÜTSCHLI'schen „Wabentheorie“ vom physikalischen Standpunkt aus<sup>1)</sup> als nicht mehr ganz zutreffend gelten kann. Ich hatte vorausgesetzt, dass beim Verschwinden des Füllwassers der eventuellen Waben die Faltung der Wabenwände, die BÜTSCHLI annimmt, durch die elastischen Widerstände der Wände wieder aufgehoben werden müsste, wie wir dies beim Farnannulus sehen.

Die im Vorstehenden mitgetheilten Erfahrungen beweisen aber, dass dies nicht immer unbedingt der Fall zu sein braucht. Diese eigenthümlichen Verhältnisse bedürfen offenbar noch eines eingehenden Studiums.

---

1) Diese Berichte 1897, S. 29.

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft](#)

Jahr/Year: 1898

Band/Volume: [16](#)

Autor(en)/Author(s): Steinbrinck Carl

Artikel/Article: [Ist die Coliäsion des schwindenden Füllwassers der dynamischen Zellen die Ursache der Schrumpfbewegungen von Antherenklappen, Sporangien und Moosblättern? 97-103](#)